ESTUDIOS MORFOLOGICOS EN EL SUBGENERO *DICHANTHELIUM* DE *PANICUM* (POACEAE: PANICOIDAE: PANICEAE), CON ESPECIAL REFERENCIA A *PANICUM SABULORUM*[1]

Osvaldo Morrone[2] *y Fernando Zuloaga*[2]

Resumen

El subgénero *Dichanthelium* fue establecido por Hitchcock & Chase (1910) en su tratamiento de las especies norteamericanas de *Panicum.* Estos autores definieron a *Dichanthelium* por poseer una roseta invernal de hojas cortas y anchas; en primavera las cañas son simples, con una inflorescencia terminal casmógama. Luego, nuevas cañas aparecen en la axila de las cañas principales y dan lugar a nuevas inflorescencias axilares con flores cleistógamas, repitiéndose este proceso durante el verano. En el presente tratamiento se ha tratado de establecer la variación existente en los caracteres anteriormente mencionados, para las especies sudamericanas de *Dichanthelium,* habiéndose realizado estudios morfológicos y anatómicos en diferentes poblaciones de *Panicum sabulorum* Lam., especie sudamericana de *Dichanthelium,* analizando el patrón de crecimiento, casmogamia y cleistogamia, presencia de glándulas, anatomía y relaciones de la especie con especies norte y sudamericanas del género.

Abstract

Subgenus *Dichanthelium* was established within *Panicum* by Hitchcock & Chase (1910) in their treatment of the North American species of the genus. These authors defined *Dichanthelium* as having an overwintering rosette of short, broad leaves; in spring the culms are simple, with a terminal, chasmogamous inflorescence. Later, branch culms arise at the nodes of the vernal culms, forming loose to rather dense fascicles of reduced leaves and branches with cleistogamous inflorescences. In the present treatment, variation of these characters was analyzed in South American species of *Dichanthelium.* Morphological and anatomical studies of different populations of *Panicum sabulorum* Lam., a South American species of subg. *Dichanthelium,* were carried out, examining the growth patterns, anatomy, and relationships of this species with other American species of the subgenus.

El subgénero *Dichanthelium* A. Hitchc. et Chase fue establecido por Hitchcock & Chase (1910) en su tratamiento de las especies norteamericanas del género *Panicum.* Estos autores definieron a *Dichanthelium,* sobre la base de especies de América del Norte, por poseer en la temporada invernal una roseta basal de hojas cortas y anchas; en la primavera las cañas son simples y llevan una inflorescencia terminal. Luego, numerosas ramificaciones nacen en los nudos inferiores de dicha caña, dando lugar a densos fascículos de hojas reducidas e inflorescencias menores, disminuyendo con el tiempo el tamaño de las ramificaciones, hojas e inflorescencias (Fig. 1). Hitchcock & Chase (1910) indicaron que las inflorescencias terminales llevaban espiguillas casmógamas, que raramente producían semillas viables, y las inflorescencias axilares llevaban espiguillas con flores cleistógamas, con una alta producción de semillas viables.

Hitchcock & Chase (1910) mencionaron ciertas excepciones dentro del subgénero en los caracteres anteriormente descritos, como por ejemplo la ausencia de roseta invernal en especies del Grupo Depauperata y de roseta y forma otoñal, es decir

[1] Deseamos expresar nuestro agradecimiento a Gerrit Davidse por la lectura crítica del manuscrito. El trabajo de campo en Colombia y Venezuela fue realizado con un subsidio de la National Geographic Society, #3964-88. Zuloaga desea expresar su agradecimiento a la Fundación Guggenheim por la beca otorgada para desarrollar sus investigaciones en el Missouri Botanical Garden, donde la presente revisión ha sido concluida. Ejemplares de herbario de *Panicum sabulorum* fueron examinados de los siguientes herbarios: BAA, CTES, G, HB, K, LIL, M, MO, NY, P, R, RB, SI, SP, US, W.

[2] Instituto de Botánica Darwinion, Casilla de Correo 22, San Isidro (1642), Argentina. Zuloaga está actualmente asociado al Missouri Botanical Garden.

Ann. Missouri Bot. Gard. 78: 915–927. 1991.

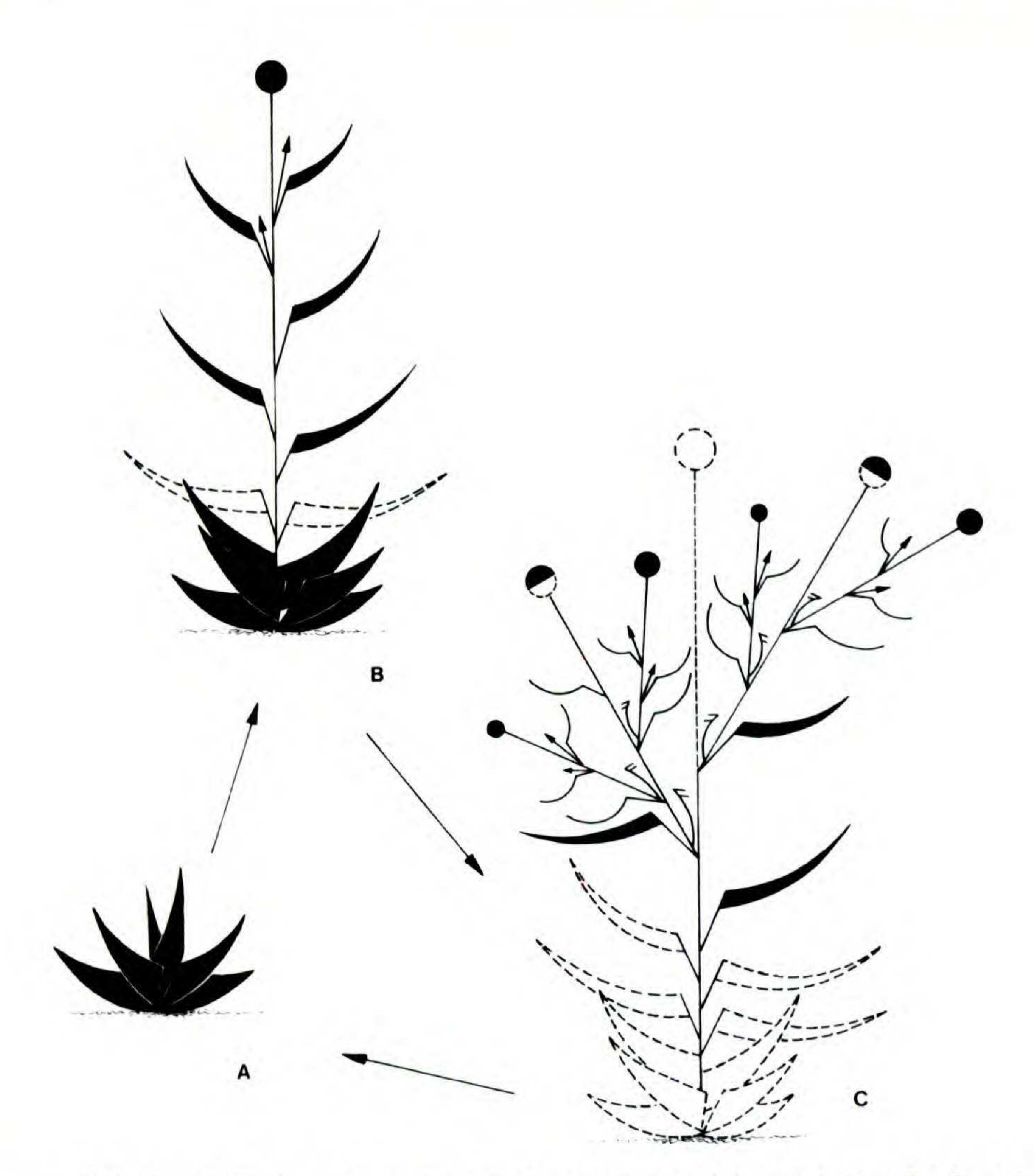


FIGURA 1. Esquema del desarrollo de una especie norteamericana del subgénero *Dichanthelium*.—A. Forma invernal.—B. Forma primaveral.—C. Forma otoñal. Círculos negros: inflorescencias en floración. Círculos negros y blancos: inflorescencias parcialmente en floración. Círculos con línea interrumpida: inflorescencias sin espiguillas (ya caídas). El tamaño de los círculos indica el orden de floración de las panojas.

sin cañas fasciculadas claramente desarrolladas en *Panicum viscidellum* Scribner. Estos autores tambien indicaron que "there is an intermediate stage of branching, in which the plants do not show the characteristic vernal nor autumnal habit. Vernal culms are sometimes produced on plants during the branched condition, because of renewal of activity, due to increased moisture, excess of nutriment, injury, or other causes" (Hitchcock & Chase, 1910: 142).

Gould (1974) elevó *Dichanthelium* a la categoría de género, y otros autores, como Clark & Gould (1975), Brown & Smith (1975), Gould & Clark (1978), y Gould (1980), apoyaron dicha segregación en base a los caracteres exomorfológicos previamente descritos, tipo fotosintético y ornamentación del antecio superior.

Todos los autores anteriormente mencionados basaron sus revisiones en especies de América del Norte de *Dichanthelium*, indicando que este taxon estaba representado por pocas especies en América del Sur. Más recientemente Lelong (1984), Clayton & Renvoize (1986), Zuloaga (1987) y Webster (1988) consideraron a *Dichanthelium* como un subgénero de *Panicum*, señalando que no existen caracteres suficientes para mantener a *Dichanthelium* como un género aparte.

Durante una revisión de las especies centro y sudamericanas de *Dichanthelium* (Zuloaga et al., en prep.), se comprobó que este subgénero está ricamente representado en el área, con cerca de 40 especies; además, estas especies tienen un mayor grado de variación morfológica en relación a las especies norteamericanas. Consecuentemente, se ha tratado de establecer en el presente trabajo la relación existente entre las especies norte y sudamericanas de *Dichanthelium*, considerando la validez de los caracteres morfológicos empleados hasta el momento para su segregación a nivel genérico o infragenérico. Se seleccionó, dentro de los taxa sudamericanos a *P. sabulorum* Lam., especie con la distribución más austral, y consecuentemente con mayores adaptaciones a climas más fríos. Estudios anatómicos y exomorfológicos fueron realizados en diferentes poblaciones de *P. sabulorum*, analizando el patrón de crecimiento ve-

getativo y florífero, cleistogamia y casmogamia, presencia de glándulas, ornamentación del antecio superior y caracteres histofoliares.

Materiales y Métodos

Especímenes de *Panicum sabulorum* fueron coleccionados en las provincias de Buenos Aires, Entre Ríos, Corrientes y Misiones (Argentina), y en Uruguay. El material fue herborizado y los ejemplares depositados en SI. Observaciones de las plantas vivas fueron realizadas en su ambiente natural entre 1987 y 1990. Plantas vivas fueron coleccionadas y mantenidas bajo cultivo en el invernáculo del Instituto Darwinion.

Las fotografías de campo fueron tomadas con una cámara Asahi Pentax usando una película Kodak Panatomic, ASA 32.

Los materiales para estudios morfológicos y anatómicos, provenientes de las poblaciones estudiadas, fueron fijados en Etanol 70% (ver lista de especímenes estudiados).

Para los estudios histofoliares se empleó material fijado o proveniente de materiales de herbario recuperados y rehidratados con Contrad 70 (Schmid & Turner, 1977). Los cortes transversales fueron obtenidos a mano alzada, previamente tratados con FH 5% para remover la sílice. Las secciones fueron coloreadas con safranina-fast green al 1% y montadas en gelatina glicerina.

Las epidermis fueron preparadas siguiendo el método propuesto por Metcalfe (1960).

Para la detección de células silíceas y suberosas se empleó respectivamente Fenol líquido (Metcalfe, 1960) y Sudán III (Sass, 1940). Amiloplastos fueron coloreados con I_2KI (Sass, 1940). Para la detección de cristales se siguió el método de Sánchez & Casabona (1981).

Cortes seriados de glándulas fueron obtenidos con un micrótomo rotativo. El material fue deshidratado en una serie de alcoholes ascendentes e incluido en Paramat. Las secciones, de 8–12 μm de espesor, fueron coloreadas con safranina–fast green y montadas en bálsamo de Canadá.

El líquido secretado por las glándulas fue colectado por medio de un tubo micropilar y la presencia de azúcares testeada mediante la técnica colorimétrica propuesta por Dubois et al. (1956).

Para la detección de aceites se empleó Sudán IV (Jensen, 1962).

Las cañas, hojas y estructuras reproductivas fueron estudiadas con un microscopio estereoscópico Wild M5 y las preparaciones histológicas con un microscopio fotónico Wild M20.

Las microfotografías de glándulas y hojas fueron tomadas en un microscopio fotónico Zeiss.

Materiales de P. sabulorum empleados en los estudios anatómicos: Argentina. buenos aires: Punta Lara, *Zuloaga & Deginani 3959, 3861* (SI); Escobar, Paraná de las Palmas, *Zuloaga & Morrone 4544* (SI); Escobar, *Zuloaga 3860* (SI). corrientes: Ituzaingó, 20 km de Ituzaingó hacia el E, *Zuloaga et al. 3228, 3231* (SI). entre ríos: Arroyo El Palmar, *Zuloaga & Morrone 3857* (MO, SI); Colonia Ayuí, *Zuloaga & Morrone 3852* (MO, SI); de Calabacilla a Nueva Escocia, *Zuloaga & Morrone 3846, 3847* (SI); de Ceibas a Médanos, 7 km de Médanos, *Zuloaga & Morrone 3840* (SI); ruta 12, desvío a Holt, Arroyo El Cuartillo, *Zuloaga 3864* (MO, SI). misiones: San Ignacio, casa de Horacio Quiroga, *Zuloaga et al. 3191* (SI); INTA, Cuartel Río Victoria, ruta nac. 14, aprox. 11 km de San Vicente, *Giberti & Daviña 210* (SI). Brasil. rio grande do sul: Jaguarão, 8 km W de Jaguarão, *Allem & Vieira 1868* (SI); Pelotas, *Swallen 7137* (US); Santa Victoria do Palmar, *Swallen 7396* (US). rio de janeiro: Parque Nacional Itatiaia, Rio Campo Belo, *Zuloaga et al. 2361* (SI). santa catarina: 4 km S of Campo Alegre, *Smith & Klein 7334* (US). são paulo: São Paulo, Parque do Estado, *Sendulsky 1278* (SI). Uruguay. canelones: Ruta Interbalnearia, km 51, Arroyo Solís Chico, *Dubcovsky 834, 835, 836, 837* (SI).

Hábitat

Panicum sabulorum posee una gran adaptabilidad para ocupar hábitats muy diversos, creciendo desde lugares húmedos y sombríos, en bordes o en el interior de bosques y selvas, hasta lugares más abiertos y soleados, en suelos usualmente arenosos y secos, estando presente también en suelos rocosos; a menudo es posible encontrar especímenes en areas perturbadas.

La morfología de los especímenes está correlacionada con el hábitat: plantas de lugares húmedos y sombríos son delicadas, apoyantes en la vegetación o decumbentes; generalmente poseen hojas, inflorescencias y espiguillas glabras (Fig. 2C). El tamaño de los ejemplares varía desde pequeños hasta otros que llegan a 80 cm de alto, con cañas apoyantes en la vegetación. Las poblaciones de lugares abiertos y soleados, y que crecen comúnmente en suelos arenosos, son plantas cespitosas, con hojas rígidas y pilosas, e inflorescencias y espiguillas pilosas (Fig. 2D), variando el tamaño desde especímenes pequeños a mayores, densamente ramificados (Fig. 2).

En condiciones de invernáculo las plantas provenientes de lugares abiertos y arenosos, con entrenudos muy cortos, producen durante la primavera cañas apoyantes, con entrenudos largos, hasta

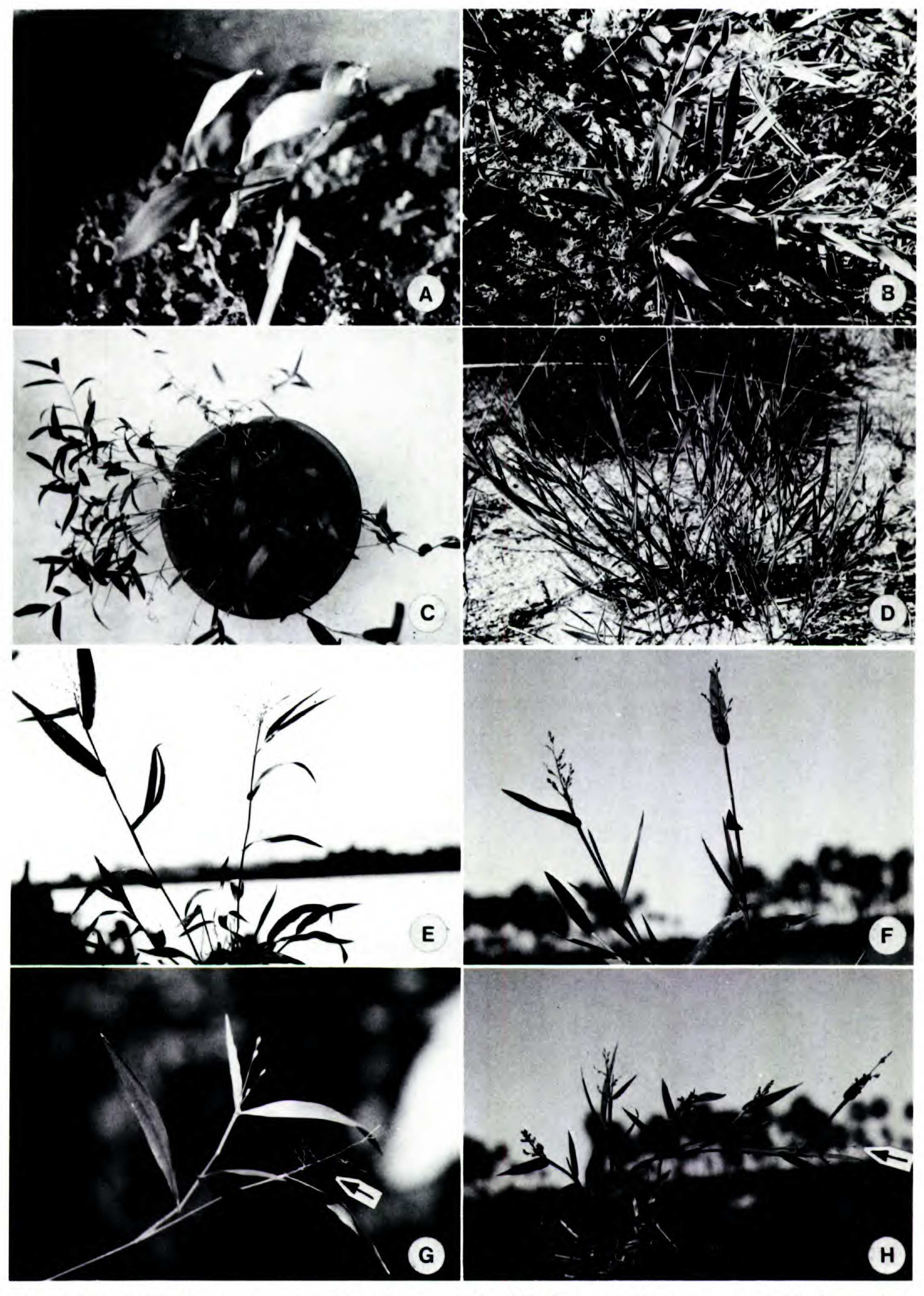


FIGURA 2. Fotografías de campo de *P. sabulorum*.—A. Plántulas naciendo en primavera.—B. Innovaciones apareciendo en la base de la planta durante el verano (flecha).—C. Cañas densamente ramificadas y nuevas innovaciones, con hojas más anchas, en la base de la planta, durante el verano.—D. Planta de lugares arenosos, abiertos.—E. Cañas simples con inflorescencias terminales formadas durante el otoño.—F. Inflorescencias terminales sobre cañas con hojas rígidas.—G. Inflorescencia terminal (flecha) e inflorescencia axilar.—H. Planta ramificada con inflorescencia terminal (flecha) e inflorescencias axilares.

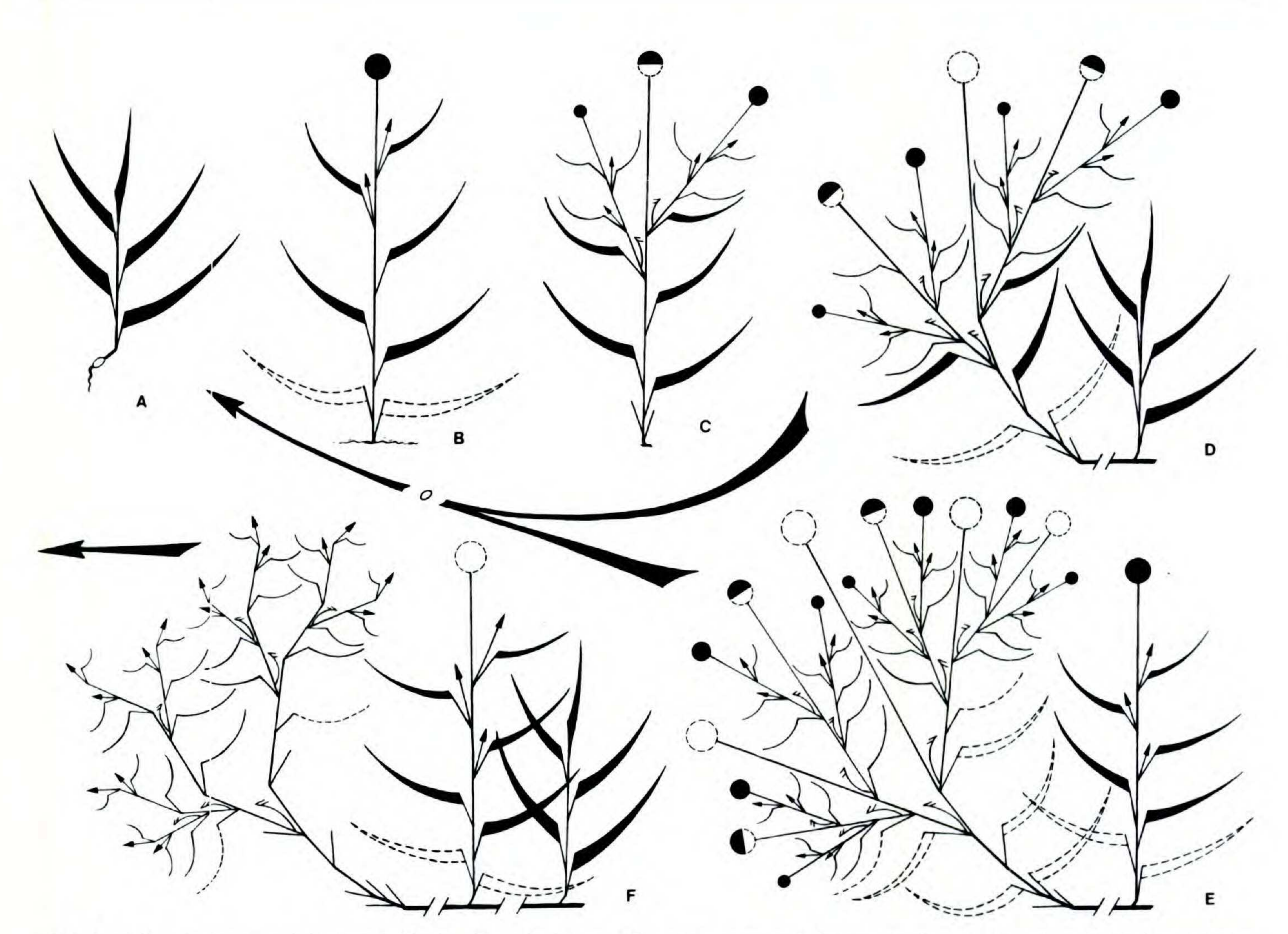


FIGURA 3. Esquema del desarrollo de *P. sabulorum*. Círculos negros: inflorescencias en floracion. Círculos negros y blancos: inflorescencias parcialmente en floracion. Círculos con línea interrumpida: inflorescencias sin espiguillas (ya caídas). Las flechas indican el desarrollo de las plantas, ya sea formando nuevos especímenes (a partir de semillas) o que la misma planta continúa el ciclo el siguiente año. El tamaño de los círculos indica el orden de floración de las panojas.

de 15 cm de largo, semejantes a los especímenes que crecen en lugares húmedos y sombríos.

MORFOLOGÍA, DESARROLLO Y RAMIFICACIÓN (FIGS. 2, 3)

El estudio de las poblaciones citadas durante los últimos cuatro años ha permitido observar un incremento en la complejidad de los ejemplares a medida que los mismos se desarrollan. En la primavera germinan nuevas plantas, las que desarrollan cañas simples y erectas, con entrenudos largos y hojas anchas, cordadas en la base (Fig. 2A).

Luego de formadas las primeras 7 u 8 hojas el crecimiento vegetativo cesa y se forma una inflorescencia terminal multiflora, la que emerge de un largo pedúnculo (Fig. 3B).

Con posterioridad a la floración de la panoja terminal, la caña principal comienza a ramificarse en los nudos superiores, observándose cañas axilares a fines de la primavera y comienzos del verano (Fig. 2C). Estas ramificaciones tienen 3 o 4 hojas reducidas, menores que las presentes originalmente en la caña principal, y terminan en inflorescencias axilares paucifloras. En este momento del desarrollo las inflorescencias axilares pueden coexistir con las inflorescencias terminales de la caña principal, o las inflorescencias terminales pueden encontrarse sin espiguillas (Fig. 3C).

La ramificación de las cañas continúa durante todo el verano, con inflorescencias laterales numerosas, existiendo una consecuente reducción de los entrenudos, hojas, e inflorescencias, lo que da a la planta un aspecto fasciculado. Asimismo, nuevas innovaciones aparecen en la base de la planta, siendo estas similares a las innovaciones primaverales, con cañas simples con hojas cordadas y anchas (Fig. 3D).

Al final del verano y comienzo del otoño continúa la profusa ramificación en las cañas, habiendo desaparecido en este punto las inflorescencias terminales primarias y las hojas basales anchas de dichas cañas primarias (Fig. 1C, 3E, láminas e inflorescencias faltantes indicadas con trazo discontínuo). Las cañas simples formadas en la fase anterior (Fig. 3D) florecen dando una inflorescencia terminal, para posteriormente comenzar a ramificarse en los nudos superiores (Fig. 3E).

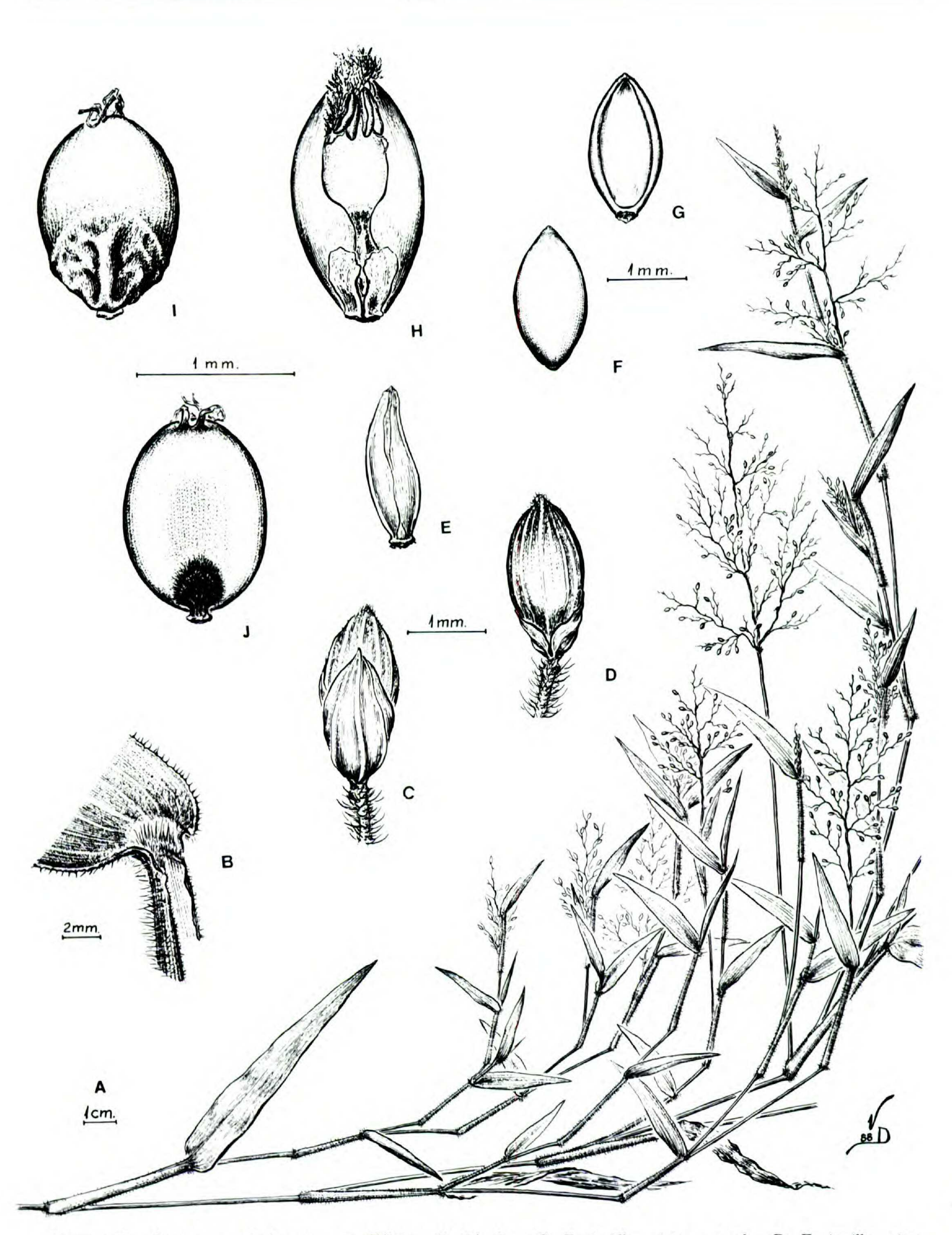


FIGURA 4. *Panicum sabulorum*. A. Hábito.—B. Lígula.—C. Espiguilla, vista ventral.—D. Espiguilla, vista dorsal.—E. Pálea inferior.—F. Antecio superior, vista dorsal.—G. Antecio superior, vista ventral.—H. Lemma superior con lodículas, cariopsis, estigma y anteras.—I. Cariopsis, visto del lado del embrión.—J. Cariopsis visto del lado del hilo (de *Zuloaga et al. 3191*, SI).

Las plantas mantienen durante el invierno la mayor parte de la porción aérea, con las cañas profusamente ramificadas, no formándose durante este lapso nuevas innovaciones. Al comienzo de la siguiente primavera, las cañas que permanecieron en la planta continúan ramificándose, formando pequeñas inflorescencias en el extremo de cada nueva ramificación (Fig. 3F). A la vez, nuevas

innovaciones aparecen en la planta, con cañas simples y hojas cordadas, anchas, lo que implica un nuevo comienzo del ciclo (Fig. 3F).

Debido a la profusa ramificación de las cañas, las mismas son decumbentes y generalmente apoyantes en la vegetación.

Plantas provenientes de poblaciones de Entre Ríos y Buenos Aires preservadas en invernáculo, mantuvieron durante el invierno una activa producción de ramificaciones laterales y muy frecuentemente de inflorescencias axilares. Esta actividad de los meristemas está directamente relacionada con la protección de las plantas a la rigurosidad del clima durante el invierno.

ESPIGUILLA (FIG. 4)

La espiguilla posee una gluma inferior 3–5-nervia, que alcanza ½ o poco más del largo de la espiguilla, gluma superior y lemma inferior subiguales y 7–9-nervias, pálea inferior presente, flor inferior ausente y antecio superior endurecido, papiloso y con el ápice de la lemma cortamente mucronado.

Ocasionalmente se hallaron espiguillas trifloras en el material estudiado, con flor inferior neutra, con su correspondiente lemma, una flor intermedia hermafrodita con lemma y pálea endurecidas y una flor superior tambien hermafrodita con lemma y pálea endurecidas. Espiguillas trifloras han sido citadas previamente en el género *Panicum* (Palacios, 1968; Zuloaga & Sendulsky, 1988) y en el género *Lasiacis* (Davidse, 1978).

En espiguillas maduras se observó un eleosoma en la porción basal de la espiguilla, en la región periférica de la raquilla entre la inserción de la gluma inferior y la lemma inferior, hallándose aceite en las células. La presencia de eleosoma en gramíneas ha sido generalmente correlacionada con la mirmecofilia (Berg, 1985; Davidse, 1987).

El antecio superior en *P. sabulorum* es endurecido y biconvexo, liso y con papilas simples distribuidas en hileras longitudinales regulares, pudiendo observarse pelos y estomas en el ápice de lemma y pálea respectivamente.

CASMOGAMIA Y CLEISTOGAMIA (TABLA 1)

Las espiguillas que se disponen en las inflorescencias terminales y axilares son isomorfas, homógamas, no existiendo diferencias morfológicas entre las flores cleistógamas y casmógamas. Así, no se observaron diferencias en las anteras de flores casmógamas y cleistógamas, variando entre 0.3 a 1 mm de largo.

El análisis del material de *P. sabulorum* mostró que no existe una correlación entre inflorescencias terminales y flores casmógamas e inflorescencias laterales, o axilares, y flores cleistógamas. Espiguillas con flores casmógamas son frecuentes tanto en las inflorescencias terminales como en las laterales; espiguillas con flores cleistógamas son escasas y se pueden hallar en ambos tipos de inflorescencias y en cualquier momento del período de floración. Cuando presentes las espiguillas con flores cleistógamas se encuentran en inflorescencias que llevan también espiguillas con flores casmógamas.

TABLA 1. Porcentaje de espiguillas con cariopsis y flores cleistógamas y casmógamas en inflorescencias terminales y axilares.

	Total	%
Inflorescencia terminal (noviembre)		
Espiguillas con cariopsis	639	93.55
Espiguillas sin cariopsis	44	6.45
Flores casmógamas	489	99.59
Flores cleistógamas	2	0.41
Inflorescencias axilares (enero)		
Espiguillas con cariopsis	100	86.9
Espiguillas sin cariopsis	15	13.1
Flores casmógamas	100	86.9
Flores cleistógamas	15	13.1

El estudio de 683 espiguillas maduras en inflorescencias terminales permitió confirmar que el 93.5% de las mismas forman cariopsis. Además, sobre 491 espiguillas de inflorescencias terminales producidas en noviembre se estableció que el 99.59% de las espiguillas son casmógamas.

Observaciones realizadas en 115 espiguillas provenientes de inflorescencias axilares permitió determinar que el 86.9% producen cariopsis y un mismo porcentaje corresponde a espiguillas casmógamas.

La variación en la presencia de flores cleistógamas en las inflorescencias terminales y axilares de *P. sabulorum* posiblemente esté condicionada por factores ambientales, por lo que la cleistogamia podría ser clasificada como facultativa (Connor, 1979).

GLÁNDULAS (FIG. 5)

Nectarios extraflorales han sido citados ocasionalmente para la familia Poaceae, como por ejemplo en trabajos de Bowden (1971), Davidse (1988), Fahn (1979), Mattei & Tropea (1908, 1909), Nicora (1941), Reeder & Toolin (1989), y Linder & Ellis (1990). Pelos glandulares multicelulares han sido mencionados en especies de la sección *Clavelligera* Stapf de *Panicum* (Kabuye & Wood, 1969) y glándulas crateriformes para la lemma inferior de especies de la sección *Stolonifera* (A.

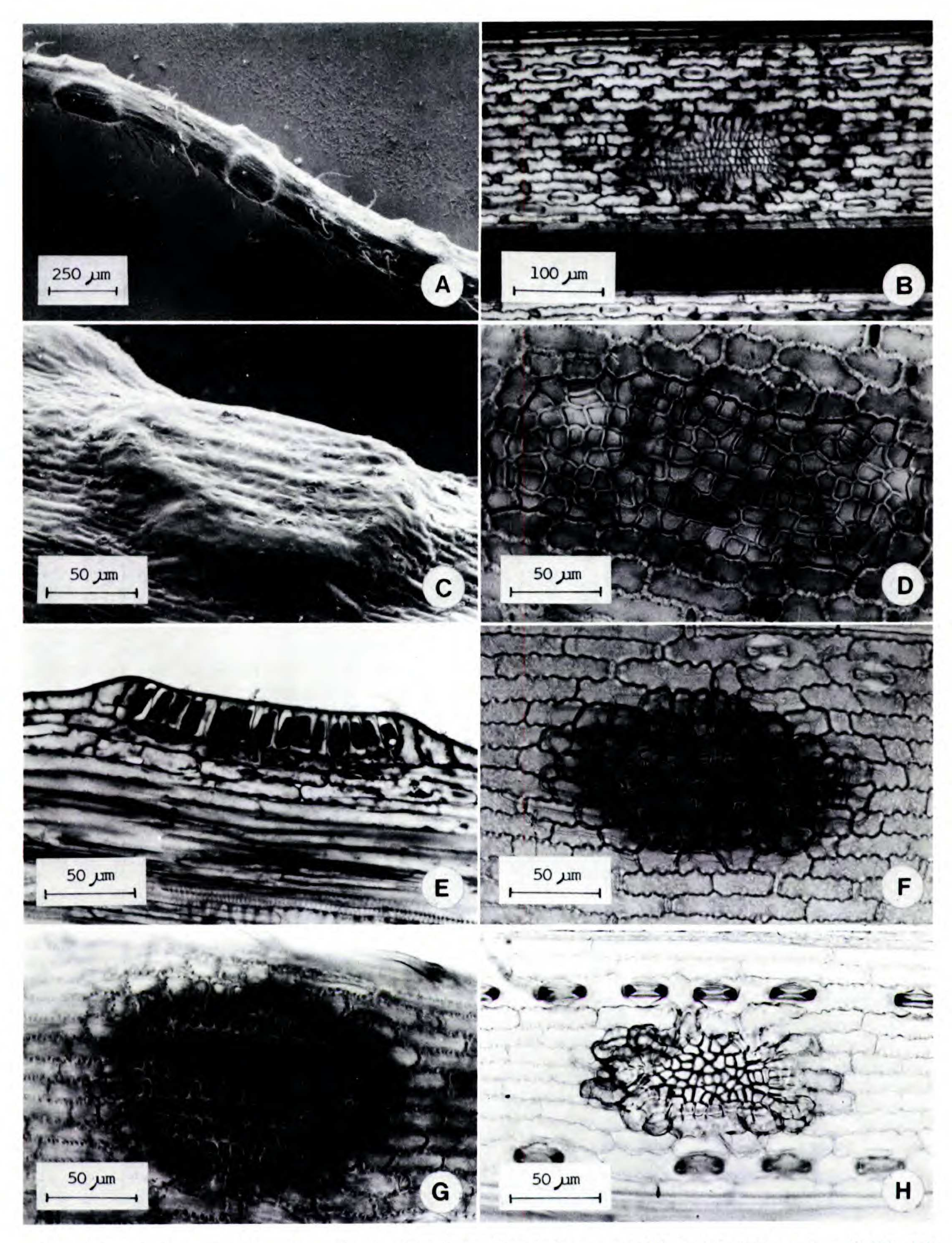


FIGURA 5. A–C, E, G. Fotomicrografías de glándulas de *P. sabulorum*. —A. Eje de la inflorescencia. —B. Glándula en vaina. —C. Glándula en eje de la inflorescencia. —E. Corte longitudinal de glándula en eje de la inflorescencia. —G. Glándula en eje de la panoja—D. Fotomicrografía de glándula de la vaina de *P. surrectum*. F, H. Fotomicrografías de glándulas de *P. adenorhachis*. —F. Glándula en vaina. —H. Glándula en lámina (A–C, E, G, de *Zuloaga y Morrone 3544*, SI; D, de *Chase 9555*, US; F, H, de *Mori et al. 12451a*, US).

Hitchc. & Chase) Pilger por Zuloaga & Sendulsky (1988).

Glándulas multicelulares secretoras fueron observadas sobre pedúnculos, ramas de la inflorescencia (Fig. 5A, C, E, G), pedicelos, y en entrenudos o vainas (Fig. 5B), de numerosos especímenes de *P. sabulorum*. La presencia de dichas glándulas es marcadamente variable, hallándose una gradación desde ejemplares con abundantes glándulas a otros con una menor densidad, o ausentes.

Las glándulas son más frecuentes en las inflorescencias y su presencia es más notoria al comienzo de la primavera sobre las inflorescencias terminales, siendo raras, o ausentes, en las inflorescencias que se forman durante el verano y el otoño.

Las glándulas son sésiles, crateriformes, y de forma anular o elipsoide, midiendo de 0.15–0.3 mm de largo por 0.1–0.16 mm de ancho. Sobre la superficie glandular es posible observar a trasluz pequeñas gotitas brillantes; la mayor producción glandular se da por la mañana y al atardecer, decreciendo a medida que el organo envejece.

El tejido secretor se halla ubicado en la depresión de la glándula. En vista paradermal las células secretoras son cuadradas en contorno, más pequeñas que las células epidérmicas vecinas, de paredes anticlinales lisas, rectas y engrosadas, semejando el tejido a una rejilla (Fig. 5B, C; Fig. 6). Las células epidérmicas que rodean al tejido glandular son de contorno rectangular y se hallan realzadas en relación al resto de la epidermis.

El tejido glandular es unistratificado en corte transversal y está restringido a la epidermis (Fig. 5E). Está compuesto por un número variable de células prismáticas, alargadas transversalmente, en empalizada y sin espacios intercelulares. Las células tienen aproximadamente 25 μm de largo en corte transversal y longitudinal y poseen paredes delgadas a excepción de las paredes radiales, las que tienen un conspicuo espesamiento junto a la pared tangencial externa. El citoplasma es denso y granuloso y se tiñe intensamente, con un gran nucleo junto a la pared tangencial interna. La cutícula es delgada y fuertemente cutinizada en las células epidérmicas que la rodean (Fig. 5E).

Las glándulas carecen de tejido vascular, y el estrato subepidérmico asociado al tejido glandular está constituido por células parenquimáticas, rectangulares en corte longitudinal e isodiamétricas en corte transversal, de paredes lisas y con pocos o sin cloroplastos.

El análisis cualitativo del líquido secretado por las glándulas multicelulares, a traves de un ensayo con fenol-ácido sulfúrico (Dubois et al., 1956), permitió detectar la presencia de azúcares. Esto permite inferir que las glándulas funcionan como nectarios extraflorales.

La función de los nectarios extraflorales en *P. sabulorum* no es conocida. Bentley (1976), Elias & Gelband (1976, 1977), sostienen que los nectarios extraflorales atraerían a las hormigas, protegiendo a las plantas del ataque de herbívoros. Davidse (1988) citó que las glándulas presentes en *Pentastichis* podrían ser parte de un mecanismo de defensa contra los herbívoros. En las poblaciones aquí analizadas de *P. sabulorum* no se observó interacción entre hormigas y plantas con nectarios extraflorales.

Los nectarios presentes en *P. sabulorum* difieren de los pelos glandulares citados para la sección *Clavelligera* por Kabuye & Wood (1969) por ser estos últimos pedicelados. A su vez, son aparentemente similares a los citados para espiguillas de especies de la sección *Stolonifera* por Zuloaga & Sendulsky (1988), no habiendo estos últimos autores estudiado en detalle dichas glándulas.

Glándulas similares a las presentes en *P. sabulorum* han sido detectadas, dentro del subgénero *Dichanthelium*, en especies norte y sudamericanas, como por ejemplo *P. adenorhachis* Zuloaga & Morrone (Fig. 5F, H), *P. stigmosum* Trin., *P. sphaerocarpon* Elliott, *P. strigosum* Muhl., *P. scoparium* Lam. y *P. surrectum* Chase ex Zuloaga & Morrone (Fig. 5D).

CARACTERES HISTOFOLIARES (FIG. 6)

Epidermis abaxial. Zonas costales angostas de 3–6 hileras de células de ancho; cuerpos silíceos halteriformes. *Zonas intercostales* conspícuas, de 10–14 hileras de células; células largas cercanas a las zonas costales rectangulares, tres veces más largas que anchas, con paredes anticlinales longitudinales onduladas; células largas de la región intercostal media cuadradas a poligonales, con paredes sinuosas a casi paralelas. Células intercostales cortas rectangulares, alargadas transversalmente y con paredes sinuosas, solitarias o en pares, separadas por una o más celulas largas. *Aparatos estomáticos* con células subsidiarias angostamente triangulares, dispuestos en 2 hileras a cada lado de la zona costal, de 28.5–49.5 μm de largo por 20–26 μm de ancho, alternando con células interestomáticas; células interestomáticas con paredes anticlinales transversales cóncavas. *Micropelos* bicelulares, de 41.5–74.5 μm de largo, célula basal de paredes paralelas, de tamaño igual o menor que la célula distal; célula distal fusiforme, aguda y con paredes más delgadas que las de la célula basal.

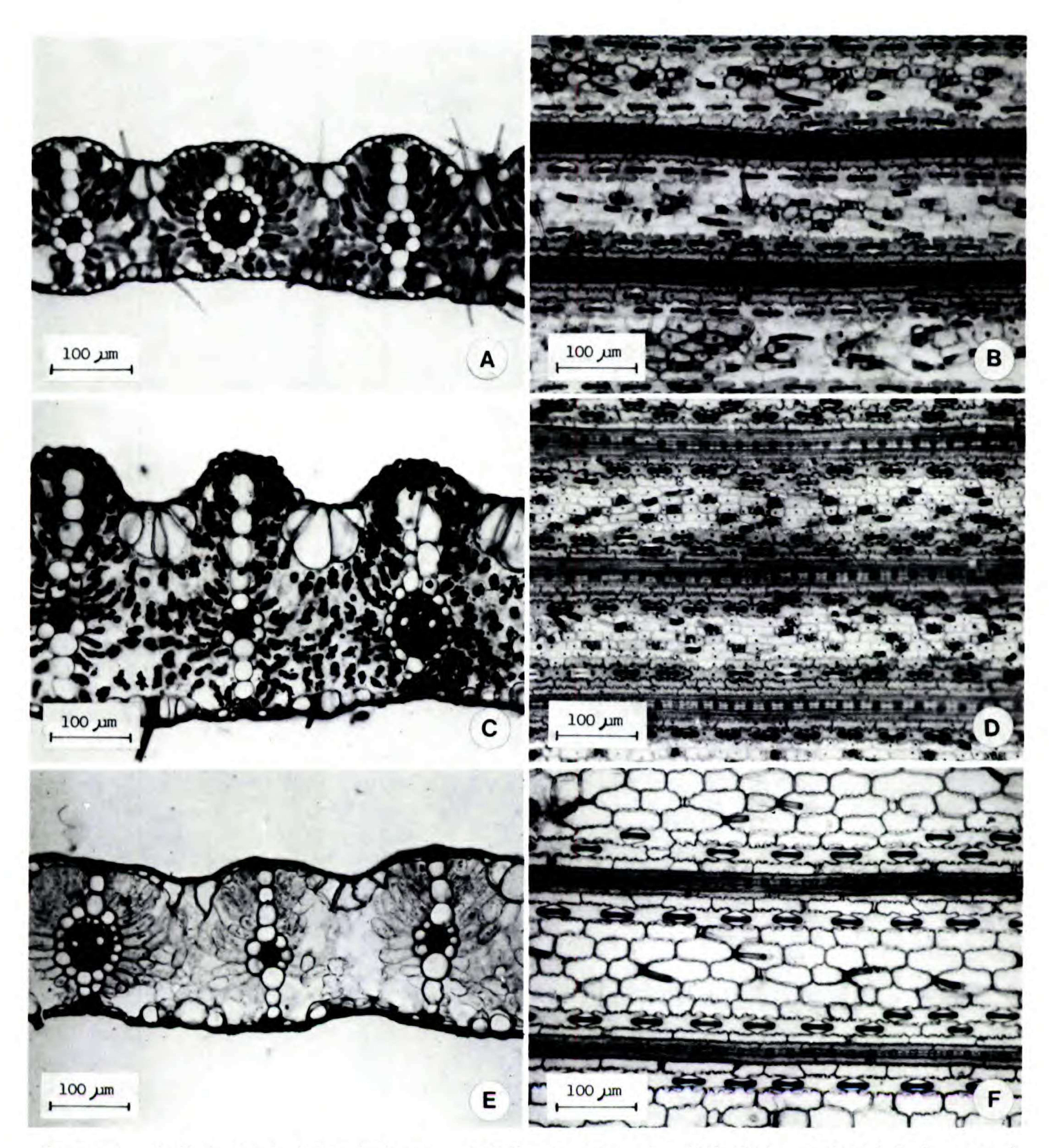


FIGURA 6. A–D. Anatomía de *P. sabulorum.* —A, C. Corte transversal. —B, D. Epidermis abaxial. E, F. Anatomía de *P. acuminatum.* —E. Corte transversal. —F. Epidermis abaxial (A, B de *Zuloaga & Morrone 4544*, SI; C, D de *Zuloaga & Morrone 3840*, SI; E, F de *Zuloaga 2490*, SI).

Macropelos presentes o ausentes, cuando presentes en las zonas intercostales, unicelulares y de paredes gruesas, agudos y con la base bulbosa hundida en el mesófilo. *Aguijones* no vistos. *Papilas* ausentes.

Lámina en corte transversal. Transcorte plano de 170–360 μm de espesor. Costillas conspícuas en la cara adaxial, dispuestas sobre todos los haces vasculares, surcos adaxiales poco marcados ⅙ del ancho de la lámina; costillas y surcos inconspícuos en la cara abaxial. Nervio medio inconspícuo, con un haz vascular primario indistinguible estructuralmente de los laterales; 2–5 haces vasculares de segundo orden entre haces vasculares de primer orden contíguos; haces vasculares contíguos separados por 5–8 células del mesófilo, a una distancia de 195–265 μm entre haces contíguos. *Haces vasculares de primer orden* trabados, de contorno circular, rodeados por dos vainas; vaina

externa parenquimática completa, formada por 15–18 células globosas, vacías o con escasos cloroplastos no especializados; extensiones de la vaina parenquimática presentes hacia ambas epidermis, con 1–3 columnas de células; vaina interna mestomática completa. *Haces vasculares de segundo orden* trabados, de contorno poligonal; vaina externa parenquimática completa, formada por 6–10 células globosas; extensiones de la vaina parenquimática en una o dos columnas, cada columna con 3–7 células hacia la cara adaxial, y con 2–4 células hacia la cara abaxial. *Clorénquima* irregularmente radiado alrededor de los haces vasculares, células tabulares, raquimorfas, espacios aéreos intercelulares numerosos. *Células buliformes* en abanico, dispuestas en grupos regulares de 3–5 células en los surcos adaxiales. Células epidérmicas abaxiales, opuestas a las células buliformes, globosas, de mayor tamaño que las adyacentes a la zona intercostal. Amiloplastos presentes en las células clorenquimáticas.

OBSERVACIONES

Se ha observado una correlación entre los caracteres exomorfológicos y el hábitat de las plantas con los caracteres histofoliares. Ejemplares que crecen en ambientes húmedos y sombríos, con espiguillas pequeñas y glabras, usualmente poseen láminas delgadas, de 170–230 μm de espesor, estomas pequeños de 28.5–44.1 μm de largo, y epidermis con macropelos aislados a frecuentes. Las plantas que habitan en lugares abiertos, arenosos y drenados, y que generalmente tienen espiguillas mayores y pilosas, poseen láminas más gruesas, de 220–360 μm de espesor, estomas mayores, de 33.70–49.5 μm de largo, y macropelos abundantes.

Micropelos 3-celulares fueron observados en el ejemplar *Giberti y Daviña 210*. Estos micropelos son fusiformes, con la célula basal de paredes más engrosadas que la célula media y distal. Pelos multicelulares fueron previamente reportados para la tribu Paniceae en *Paspalum* (Türpe, 1966) y *Panicum validum* Mez (Zuloaga et al., 1989).

DISCUSIÓN

El estudio morfológico de *P. sabulorum* y especies afines de América del Sur, como por ejemplo *P. superatum*, *P. stigmosum*, y *P. surrectum* ha confirmado la variación existente en los caracteres tradicionalmente utilizados para distinguir a *Dichanthelium* a nivel genérico o infragenérico.

ROSETA BASAL

La roseta basal, propia de las especies norteamericanas, no se observa en *P. sabulorum* o en las restantes especies de *Dichanthelium* que crecen en México, Mesoamérica y América del Sur. Así por ejemplo en *P. sphaerocarpon*, *P. acuminatum* Sw., y *P. aciculare* Desv. ex Poiret, especies comunes en América del Norte y con una morfología similar al resto de las especies del subgénero que crecen en el área, no se forma una roseta basal en las plantas que habitan en Meso y Sudamérica. Una excepción se da en especímenes de *P. aciculare* coleccionados en Cuba y de *P. scoparium* de la República Dominicana, en los que se observa una roseta basal; en este caso se podría sugerir que las especies se introdujeron en las Indias Occidentales desde los Estados Unidos y mantienen, en determinados casos, especializaciones como el poseer roseta basal.

RAMIFICACIONES

El patrón de ramificación presente en *P. sabulorum* concuerda con el que se halla en las especies norteamericanas del género, como así también en las restantes especies sudamericanas de *Dichanthelium*.

Cabe destacar la persistencia de las cañas durante la temporada invernal, y la posterior formación de nuevas ramificaciones, e inflorescencias, a partir de las mismas durante la primavera siguiente.

La ausencia de roseta basal y permanencia de las cañas, con una eventual producción de espiguillas, puede explicarse por la ausencia de inviernos rigurosos tanto en Mesoamérica como en América del Sur.

DIMORFISMO FOLIAR

El dimorfismo foliar, con hojas de tamaño diferente en las cañas simples y ramificadas, sólo se halla presente en especies de distribución boreal y en *P. sabulorum*, siendo esta última la especie del subgénero *Dichanthelium* con distribución más austral en América del Sur. En el resto de las especies de *Dichanthelium* las cañas principales se encuentran ramificadas, llevando las ramificaciones hojas de tamaño similar a las de la caña principal.

Durante el presente estudio se comparó el patrón de ramificación y dimorfismo foliar con las restantes especies de *Dichanthelium* que crecen en América del Sur, en particular con aquellas que

habitan desde América del Norte hasta Colombia y Venezuela. Se analizó material, en vivo y de herbario, de *P. acuminatum*, *P. aciculare* y *P. sphaerocarpon*, proveniente de Colombia y Venezuela; este material no presenta ningún tipo de dimorfismo foliar ni roseta basal, caracteres que sí se hallan presentes en especímenes de estas especies de América del Norte.

CASMOGAMIA Y CLEISTOGAMIA

El porcentaje de flores cleistógamas en las inflorescencias es muy bajo o nulo en las especies sudamericanas de *Dichanthelium* y mayor en las especies que crecen en América del Norte. Esta variación ha sido corroborada en la presente contribución mediante el estudio de especies norteamericanas de *Dichanthelium* que llegan hasta América del Sur, como por ejemplo *P. aciculare*, *P. acuminatum* y *P. sphaerocarpon*. En el material analizado de estos taxa, coleccionado en Colombia y Venezuela, se hallaron pocas flores cleistógamas.

La presencia o ausencia de flores cleistógamas está directamente relacionada, tal como ocurre con los caracteres vegetativos, con la adaptación de las plantas a condiciones ambientales desfavorables.

ANATOMÍA FOLIAR

El análisis de la estructura histofoliar de *P. sabulorum*, y especies de la sección *Dichanthelium*, permitió concluir que esta sección posee una serie de caracteres histofoliares comunes, siendo todas sus especies no-Kranz, con clorénquima irregularmente radiado alrededor de los haces vasculares, con más de 4 células entre haces vasculares adyacentes, usualmente de 5 a 8 células; células de la vaina parenquimática de los haces vasculares sin cloroplastos especializados, presencia de almidón en las células clorenquimáticas, y conspícuas extensiones parenquimáticas de la vaina externa hacia ambas epidermis. En la epidermis se observan estomas con células subsidiarias triangulares a cupuliformes, y micropelos 2-celulares, fusiformes, con la célula basal igual o mayor que la distal, y célula distal atenuada o aguda.

ORNAMENTACIÓN DEL ANTECIO SUPERIOR

El antecio superior de *P. sabulorum* comparte las características presentes en el resto de especies del subgénero, con papilas en la superficie y lemma comúnmente apiculada o mucronada y con estomas hacia su ápice.

CONCLUSIONES

El estudio efectuado en poblaciones de *P. sabulorum*, y en otras especies del subgénero *Dichanthelium*, sección *Dichanthelium*, de Mesoamérica (Zuloaga et al., en prep.) permite concluir que los caracteres tradicionalmente utilizados para distinguir a *Dichanthelium* no se mantienen constantes dentro del subgénero. Dichos caracteres, presencia de roseta basal, dimorfismo foliar y casmogamia y cleistogamia, representarían una estrategia evolutiva de las plantas a climas más rigurosos. El hecho de que las especies que crecen en América del Norte posean caracteres adaptativos más especializados, y la existencia de un alto número de especies diploides del súbgenero en America del Sur (Dubcovsky & Zuloaga, en prep.) permite sugerir que este grupo tiene, contrariamente a lo sustentado anteriormente por Hitchcock & Chase (1910), Brown (1948) y Gould & Shaw (1983), su centro de origen en América del Sur, desde donde radió hacia América del Norte, adquiriendo formas morfológicas evolucionadas, distribuyéndose ampliamente al adaptarse a climas con una estación invernal marcada.

Los resultados del presente trabajo nos permiten concluir que no existen caracteres suficientes para mantener a *Dichanthelium* como un género separado de *Panicum*. Dentro de *Panicum* el subgénero *Dichanthelium* se distingue de los restantes subgéneros por una suma de caracteres, incluyendo (además de la presencia o ausencia de roseta basal, dimorfismo y cleistogamia, ya citados previamente) el que poseen por lo general inflorescencias laxas, difusas, con espiguillas usualmente elipsoides a obovoides, gluma superior y lemma inferior usualmente 7–9-nervias, antecio superior papiloso, con papilas simples distribuidas regularmente, cortamente mucronado o apiculado en el ápice, y tipo fotosintético y anatómico no-Kranz, con extensiones de la vaina parenquimática hacia ambas epidermis.

LITERATURA CITADA

BENTLEY, B. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. Ecology 57: 815–820.

BERG, R. Y. 1985. Spikelet structure in *Panicum australiense* (Poaceae): taxonomic and ecological implications. Austral. J. Bot. 33: 579–583.

BOWDEN, B. W. 1971. Studies on *Andropogon gayanus* Kunth. VI. The leaf nectaries of *Andropogon gayanus* var. *bisquamulatus* (Hochst.) Hackel (Gramineae). Bot. J. Linn. Soc. 64: 77–80.

BROWN, W. V. 1948. A cytological study in the Gramineae. Amer. J. Bot. 35: 382–396.

——— & B. N. SMITH. 1975. The genus *Dichan-*

thelium (Gramineae). Bull. Torrey Bot. Club 102: 10-13.

CLARK, C. A. & F. W. GOULD. 1975. Some epidermal characteristics of Paleas of *Dichanthelium*, *Panicum* and *Echinochloa*. Amer. J. Bot. 62: 743-748.

CLAYTON, W. D. & S. A. RENVOIZE. 1986. Genera *Graminum*, Grasses of the World. Kew Bull. Additional Series XIII. London.

CONNOR, H. E. 1979. Breeding systems in the grasses: a survey. New Zealand J. Bot. 17: 547-574.

DAVIDSE, G. 1978. A systematic study of the genus *Lasiacis* (Gramineae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 1133-1254.

———. 1987. Fruit dispersal in the Poaceae. Pp. 143-155 *in* T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. E. Barkworth (editors), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.

———. 1988. A revision of the genus *Prionanthium* (Poaceae: Arundineae). Bothalia 18: 143-153.

DUBOIS, M., K. A. GILLES, J. K. HAMILTON, P. A. REBERS & A. F. SMITH. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical Chem. 28: 350-356.

ELIAS, T. S. & H. GELBAND. 1976. Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis* (Bignoniaceae). Amer. J. Bot. 63: 1349-1353.

——— & ———. 1977. Morphology, anatomy, and relationship of extrafloral nectaries and hydathodes in two species of *Impatiens* (Balsaminaceae). Bot. Gaz. (Crawfordsville) 138: 206-212.

FAHN, A. 1979. Secretory Tissues in Plants. Academic Press, London, New York & San Francisco.

GOULD, F. W. 1974. Nomenclatural changes in the Poaceae. Brittonia 26: 59-60.

———. 1980. The Mexican species of *Dichanthelium* (Poaceae). Brittonia 32: 353-364.

——— & C. CLARK. 1978. *Dichanthelium* (Poaceae) in the United States and Canada. Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 1088-1132.

——— & R. B. SHAW. 1983. Grass Systematics. Texas A&M Univ. Press.

HITCHCOCK, A. S. & A. CHASE. 1910. The North American species of *Panicum*. Contr. U.S. Natl. Herb. 15: 1-396.

JENSEN, W. A. 1962. Botanical Histochemistry. Principles and Practice. W. H. Freeman, San Francisco.

KABUYE, C. H. S. & D. WOOD. 1969. A first record of multicellular gland hairs in the Gramineae. Bot. J. Linn. Soc. 62: 69-70.

LELONG, M. 1984. New combinations for *Panicum* subgenus *Panicum* and subgenus *Dichanthelium* (Poaceae) of the southeastern United States. Brittonia 36: 262-273.

LINDER, H. P. & R. P. ELLIS. 1990. A revision of *Pentaschistis* (Arundineae: Poaceae). Contr. from the Bolus Herb. 12: 1-124.

MATTEI, G. E. & C. TROPEA. 1908. Graminacee provviste di nettarii estranuziali. Boll. Reale Orto Bot. Giardino Colon. Palermo 7: 113-117.

——— & ———. 1909. Ricerche e studi sul genere *Eragrostis* in rapporto ai nettarii estranuziali. Contr. Biol. Veg. 4: 205-286.

METCALFE, C. R. 1960. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. Clarendon Press, Oxford.

NICORA, E. G. 1941. Contribución al estudio histológico de las glándulas epidérmicas de algunas especies de *Eragrostis*. Darwiniana 5: 316-321.

PALACIOS, R. P. 1968. Variaciones en la estructura de las espiguillas en algunas especies argentinas de *Panicum*. Bol. Soc. Argent. Bot. 12: 38-43.

REEDER, J. R. & L. J. TOOLIN. 1989. Notes on *Pappophorum* (Gramineae: Pappophoreae). Syst. Bot. 14: 349-358.

SANCHEZ, E. & M. I. CASABONA. 1981. Presencia de cristales en hojas de Paniceae (Gramineae). Bol. Soc. Argent. Bot. 20: 83-90.

SASS, J. E. 1940. Elements of Botanical Microtechnique. McGraw-Hill, New York & London.

SCHMID, R. & M. D. TURNER. 1977. Contrad 70, an effective softener of herbarium material for anatomical study. Taxon 26: 551-552.

TÜRPE, A. M. 1966. Histotaxonomía de las especies argentinas del género *Paspalum*. Lilloa 32: 35-299, 497-498.

WEBSTER, R. D. 1988. Genera of the North American Paniceae (Poaceae: Panicoideae). Syst. Bot. 13(4): 576-609.

ZULOAGA, F. O. 1987. Systematics of the New World species of *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Pp 287-306 *in* T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. E. Barkworth (editors), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.

——— & T. SENDULSKY. 1988. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* section *Stolonifera* (Poaceae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 429-455.

———, O. MORRONE & J. DUBCOVSKY. 1989. Exomorphological, anatomical, and cytological studies in *Panicum validum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): its systematic position within the genus. Syst. Bot. 14: 220-230.